

# 不同林分类型叶片氮磷含量、氮磷比及其内吸收率

张立华<sup>1</sup> 林益明<sup>1</sup> 叶功富<sup>2</sup> 殷亮<sup>3</sup> 周海超<sup>1</sup>

(1 厦门大学生命科学学院 2 福建省林业科学研究院 3 福建农林大学林学院)

**摘要:**以福建东山沿海防护林中木麻黄、厚荚相思、刚果桉和湿地松4种主要树种为研究对象,探讨了纯林和混交林成熟叶与衰老叶中的养分状况、氮磷比、养分内吸收率以及它们之间的关系。结果表明:叶片中的养分浓度和内吸收率一般表现为纯林高于混交林、固氮树种高于非固氮树种。这是由于混交林和固氮树种改善了立地条件,林木能够从土壤中吸收较多的养分,从而降低了二者叶片中的养分内吸收率。各林分类型成熟叶片中的氮磷比都大于14,表明这些立地条件都存在不同程度的磷限制,导致大部分林分叶片磷内吸收率( $RE_P$ )大于氮内吸收率( $RE_N$ ),因而衰老叶中的氮磷比大于成熟叶,但成熟叶和衰老叶氮磷比之间依然存在显著的正相关关系。不同林分类型成熟叶和衰老叶养分浓度、内吸收率和氮磷比在固氮树种和非固氮树种中存在互补性,表明固氮树种和非固氮树种在养分利用方面存在差异。不同树种的营养利用策略不同,在选择造林树种时,应优先考虑叶片养分含量低而内吸收率高的“营养保存型”树种。

**关键词:**纯林;混交林;氮;磷;养分内吸收率

中图分类号:S718.43 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2009)05-0067-06

ZHANG Li-hua<sup>1</sup>; LIN Yi-ming<sup>1</sup>; YE Gong-fu<sup>2</sup>; YIN Liang<sup>3</sup>; ZHOU Hai-chao<sup>1</sup>. **Nitrogen and phosphorus concentrations, N: P ratio and resorption efficiency of leaves in different forest types.** *Journal of Beijing Forestry University* (2009) **31**(5) 67-72 [Ch, 33 ref.]

1 School of Life Sciences, Xiamen University, Fujian Province, 361005, P. R. China;

2 Fujian Academy of Forestry, Fuzhou, 350012, P. R. China;

3 Forestry College, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou, 350002, P. R. China.

Nitrogen and phosphorus concentrations, N: P ratio, nutrient resorption efficiency and their relationship in mature and senescent leaves in pure and mixed protection forest of *Casuarina equisetifolia*, *Acacia crassicarpa*, *Eucalyptus* ABL 12 W5 and *Pinus elliottii* were discussed in this paper. The results showed that nutrient concentration and resorption efficiency of leaves were higher in pure forest and N fixing species than in mixed forest and non-N-fixing species, respectively. This indicated that soil nutrient availability increased in mixed forest and N-fixing species, so the trees could absorb more nutrients from soil and depended less on nutrient resorption from senescent leaves. The N: P ratios of mature leaves were all above 14, nitrogen was less limiting than phosphorus, and accordingly phosphorus resorption efficiency ( $RE_P$ ) was higher than nitrogen resorption efficiency ( $RE_N$ ). N: P ratio was increased with leaf senescence. There was significant positive relationship between N: P ratio in mature and in senescent leaves. Inter- and intraspecific correlations among nutrient concentrations, nutrient resorption and N: P ratio of mature and senescent leaves in various forest types were different in N-fixing and non-N-fixing species. Due to the difference of nutrient use strategy for various life-forms, there was a significant correlation in N-fixing species, but no correlation in non-N-fixing species, and

收稿日期:2008-08-21

<http://www.bjfujournal.cn>, <http://journal.bjfu.edu.cn>

**基金项目:**“十一五”国家科技支撑计划项目(2006BAD03A14-01)、福建省科技重大项目(2006NZ0001-2)、国家林业局南方山地用材林培育重点实验室项目。

**第一作者:**张立华,博士。主要研究方向:植物生态学。电话:0592-2187657 Email:zh800522@163.com 地址:361005厦门市思明区思明南路422号厦门大学生命科学学院。

**责任作者:**林益明,教授,博士生导师。主要研究方向:红树林单宁的化学生态学。电话:0592-2187657 Email:linym@xmu.edu.cn 地址:同上。

vice versa. “Nutrient conservation” species, such as *P. elliotii*, with low leaf nutrient and high nutrient resorption efficiency should be prior selected for afforestation.

**Key words** pure forest; mixed forest; nitrogen; phosphorus; nutrient resorption efficiency

养分内吸收(Nutrient resorption)是指养分从衰老叶片中转移并被运输到植物其他组织的过程<sup>[1-2]</sup>。生长在贫瘠生境植物群落中的多年生植物所需要的养分很大一部分是通过从衰老组织中再吸收获得的<sup>[2-4]</sup>。养分内吸收不仅减小了植物对环境养分的依赖,提高了植物对养分贫瘠生境的适应性<sup>[5]</sup>,而且使得凋落物分解时的养分淋溶量减少,从而缓解养分从整个系统的损失<sup>[6]</sup>。因此,养分内吸收不仅是植物对养分贫瘠环境的一种适应机制<sup>[7-9]</sup>,也是植物保存养分、增强竞争力、提高养分吸收能力和生产力的重要策略之一。营养元素,尤其是氮和磷,是许多陆地生态系统中植物生长的重要影响因子,也是影响群落第一性生产力的重要因素之一<sup>[10-11]</sup>。在大多数陆地生态系统中,氮、磷的有效性限制了植物的生长,氮磷比可以用来表示群落营养限制的状况。氮磷比高于 16 表示 P 限制,低于 14 表示氮限制<sup>[12-13]</sup>。为了适应贫瘠的立地条件,植物会增加对限制其生长的营养元素的内吸收率(Resorption efficiency, RE)<sup>[14]</sup>,而氮磷比可以表征该立地条件是否存在氮限制或磷限制。国外对植物养分利用率的研究,可以追溯到 20 世纪 30 年代,到目前仍有大量养分内吸收的研究报道<sup>[4, 15]</sup>。国内对植物养分内吸收率的研究始于 20 世纪 90 年代初,研究工作主要集中在杨树(*Populus* spp.)<sup>[16-20]</sup>、沙地柏(*Sabina procumbens*)<sup>[21]</sup>和樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)<sup>[6]</sup>等少数树种,而且都着重于植物叶片养分内吸收率的现状研究,而对纯林和混交林养分利用效率,氮磷比及各指标之间的相关性缺乏进一步的分析和探讨。

养分是贫瘠风积沙土立地条件下影响我国东南沿海防护林树种生长的主要因素之一。本文选择我国东南沿海防护林中的几种主要树种:木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)、厚荚相思(*Acacia crassicarpa*)、刚果桉(*Eucalyptus* ABL 12 W5)和湿地松(*Pinus elliotii*)纯林及其混交林作为研究对象,探讨它们成熟和衰老叶片(小枝)中的养分含量、养分内吸收率和氮磷比,旨在从养分利用效率的角度揭示它们对贫瘠生境的适应性,为沿海防护林,尤其是基于林树种的选择和混交林树种的搭配提供理论依据。

## 1 研究区概况与研究方法

### 1.1 研究区概况

试验地设在福建省东山县赤山林场(118°18′E,

23°40′N),位于福建东南部沿海,属亚热带海洋性气候,干、湿季节明显。年平均降水量 945 mm,大部分降水集中在 5—9 月,11 月至翌年 2 月为旱季,年均蒸发量 1 056 mm,年均气温为 20.8℃,绝对最高气温 36.6℃,绝对最低气温 3.8℃,终年无霜冻。土壤为潮积或风积沙土,土壤肥力低。林下地被物稀少。各林地养分状况如表 1 所示。

表 1 不同林分类型的土壤养分状况

TABLE 1 Soil nutrient properties of stands in different forest types

林分类型	全氮 (g·kg <sup>-1</sup> )	水解氮 (mg·kg <sup>-1</sup> )	速效磷 (mg·kg <sup>-1</sup> )	速效钾 (mg·kg <sup>-1</sup> )	
纯林	木麻黄	0.225	8.371	0.088	10.063
	厚荚相思	0.187	6.512	0.084	10.081
	刚果桉	0.171	5.581	0.091	10.074
	湿地松	0.150	3.063	0.102	10.092
混交林	木麻黄厚荚相思	0.195	16.932	0.611	26.333
	木麻黄刚果桉	0.150	12.804	0.583	25.072
	木麻黄湿地松	0.129	11.013	0.522	23.557
	厚荚相思刚果桉	0.211	17.562	0.591	25.764

### 1.2 样品采集

2007 年 9 月,在林龄相似(10~12 年)的林地上,分别选择木麻黄、厚荚相思、刚果桉和湿地松纯林及其混交林共 8 个样地,在每个样地内,选择至少 20 株样木随机取样,根据叶片颜色分为成熟叶片(绿色)和衰老叶片(除木麻黄小枝为灰色外,其他为黄色),并剔除受病虫害危害的叶片。将所取叶片样品置于 80℃烘箱中烘干,用植物样品粉碎机粉碎,并通过 0.5 mm 筛孔,然后装于自封袋中备用。

### 1.3 化学分析

植物样品经浓 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消化后,氮含量用纳氏试剂比色法测定,磷含量用钼锑抗比色法测定<sup>[22-23]</sup>。

### 1.4 数据统计分析

氮、磷内吸收率用氮或者磷从衰老叶中所吸收的元素含量占成熟叶中元素含量的百分率来计算<sup>[2-3]</sup>,其计算公式为

$$RE = (A_1 - A_2) / A_1 \times 100\%$$

式中: A<sub>1</sub> 为成熟叶中的氮或磷含量; A<sub>2</sub> 为衰老叶中氮或磷含量。

氮、磷内吸收程度(Resorption proficiency, RP)用

衰老叶中氮或磷含量直接表示, 衰老叶中的氮、磷含量越低表示氮、磷内吸收程度越高<sup>[3]</sup>。

数据统计分析采用 SPSS for Windows 13.0, 不同林分类型间养分含量、氮磷比及内吸收率差异等多组间比较采用单因素方差分析(One-Way ANOVA), 用 S-N-K(Student-Newman-Keuls) 进行显著性检验, 显著水平取  $P = 0.05$ ; 相关分析采用线性相关分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同林分类型成熟与衰老叶片养分含量

如表 2 所示, 纯林中成熟叶片氮含量表现为厚荚相思 > 木麻黄 > 刚果桉 > 湿地松; 同样, 固氮树种(木麻黄和厚荚相思) 衰老叶片中氮含量高于非固氮树种(刚果桉和湿地松)。而成熟叶中磷含量则为木麻黄 > 刚果桉 > 厚荚相思 > 湿地松; 除了湿地松高

于厚荚相思外, 衰老叶与成熟叶中磷含量在纯林中的变化趋势相似。在木麻黄与其他 3 种树种的混交林中, 成熟和衰老小枝中的氮含量在与厚荚相思混交的木麻黄中最高, 与湿地松混交次之, 与刚果桉混交的最小, 但与厚荚相思和湿地松混交的木麻黄成熟小枝中氮含量差别不显著 ( $P > 0.05$ ); 磷含量在成熟和衰老小枝中具有相似的趋势, 在与厚荚相思的混交林中高于与刚果桉和湿地松的混交。与木麻黄混交之后, 厚荚相思成熟叶片中氮和磷含量升高, 而刚果桉和湿地松降低; 但在衰老叶中 3 种树种混交林与纯林相比都有不同程度的升高。木麻黄混交林与纯林相比, 成熟和衰老小枝氮、磷含量有不同程度的降低。在厚荚相思与刚果桉的混交林中, 二者成熟叶都高于它们的纯林以及与木麻黄的混交林成熟叶的氮含量。

表 2 不同林分类型成熟叶和衰老叶中氮、磷含量 mg·g<sup>-1</sup>  
TABLE 2 Average N and P concentrations of mature and senescent leaves in different forest types

林分类型		成熟叶		衰老叶	
		N	P	N	P
纯林	木麻黄	21.76 ± 0.66 d	1.46 ± 0.04 a	8.35 ± 0.55 c	0.61 ± 0.03 a
	厚荚相思	25.18 ± 1.91 c	0.87 ± 0.04 d	6.58 ± 0.22 de	0.06 ± 0.01 g
	刚果桉	17.64 ± 1.30 e	1.06 ± 0.08 c	3.42 ± 0.71 f	0.26 ± 0.03 bcd
	湿地松	10.17 ± 1.65 g	0.73 ± 0.16 e	1.65 ± 0.14 g	0.14 ± 0.02 efg
混交林	木麻黄	18.58 ± 1.10 e	1.10 ± 0.05 c	10.90 ± 0.38 b	0.30 ± 0.04 bc
	厚荚相思	30.31 ± 0.58 b	1.31 ± 0.04 b	10.73 ± 0.35 b	0.15 ± 0.02 efg
	木麻黄	13.91 ± 0.93 f	0.60 ± 0.05 f	5.07 ± 0.36 ef	0.20 ± 0.02 def
	刚果桉	13.58 ± 1.32 f	0.88 ± 0.03 d	5.16 ± 1.19 ef	0.33 ± 0.06 b
	木麻黄	17.89 ± 0.80 e	0.55 ± 0.01 f	7.53 ± 0.31 cd	0.12 ± 0.02 fg
	湿地松	7.12 ± 0.61 h	0.52 ± 0.05 f	4.12 ± 0.36 f	0.23 ± 0.07 cd
	厚荚相思	36.78 ± 2.08 a	0.99 ± 0.05 cd	13.06 ± 2.07 a	0.11 ± 0.02 g
	刚果桉	22.86 ± 0.94 d	0.89 ± 0.03 d	4.01 ± 0.11 f	0.22 ± 0.01 de

注: 对于成熟叶和衰老叶中的氮、磷含量, 同一栏不同的字母表示显著性差异。

### 2.2 不同林分类型林木成熟叶与衰老叶氮磷比

不同林分类型成熟和衰老叶片中的氮磷比如表 3 所示。绝大多数树种纯林和混交林成熟叶中氮磷比都高于 14, 大部分高于或接近 16, 其中与刚果桉混交的厚荚相思成熟叶中的氮磷比最高(37.14 ± 0.77), 与木麻黄混交的湿地松叶片中最低(13.75 ± 1.82), 表明这些林分的立地条件受到不同程度的磷限制。而且无论在纯林还是混交林中, 固氮树种叶片中的氮磷比都高于非固氮树种, 同为固氮树种, 厚荚相思高于木麻黄。无论在纯林还是混交林中, 一般而言, 固氮树种衰老叶片中的氮磷比高于成熟叶, 其中厚荚相思叶片氮磷比从成熟到衰老过程中的增幅显著高于木麻黄。

### 2.3 不同林分类型林木的叶片养分内吸收率

由不同林分类型叶片养分内吸收率(表 4)可

表 3 不同林分类型成熟叶和衰老叶片氮磷比  
TABLE 3 N:P ratios of mature and senescent leaves in different forest types

林分类型		成熟叶	衰老叶
		木麻黄	14.85 ± 0.24 fg
纯林	厚荚相思	28.87 ± 0.81 c	105.58 ± 8.25 b
	刚果桉	16.61 ± 0.92 fg	13.30 ± 3.38 f
	湿地松	14.06 ± 1.52 fg	11.87 ± 2.29 f
	木麻黄	16.96 ± 1.58 f	36.61 ± 4.34 e
混交林	厚荚相思	23.07 ± 0.45 e	74.35 ± 7.05 c
	木麻黄	23.29 ± 2.17 e	25.72 ± 0.86 f
	刚果桉	15.37 ± 1.06 fg	15.98 ± 4.97 f
	木麻黄	32.35 ± 1.32 b	63.68 ± 8.11 d
	湿地松	13.75 ± 1.82 g	19.17 ± 6.21 f
	厚荚相思	37.14 ± 0.77 a	124.64 ± 9.16 a
	刚果桉	25.66 ± 0.13 d	18.60 ± 1.38 f

注: 对于成熟叶和衰老叶片氮磷比, 同一栏不同的字母表示显著性差异。

见,各纯林和混交林中氮内吸收率在 41.17% ~ 83.57% 之间,磷内吸收率在 54.91% ~ 92.80% 之间。不同树种之间以及同一树种在不同的营林模式(纯林和混交林)之间,它们的养分内吸收率具有显著差异。在纯林中,固氮树种氮内吸收率显著低于非固氮树种,而磷内吸收率则与树种固氮与否没有必然联系;但在混交林中,固氮树种氮和磷的内吸收率总体较非固氮树种高。纯林和混交林相比,除了木麻黄纯林磷的内吸收率低于混交林外,其他树种纯林氮和磷的内吸收率都高于其与木麻黄的混交林。由表 4 还可以看出,一般情况下固氮树种磷比氮的内吸收率高;而对于非固氮树种,氮和磷的内吸收率都比较高。

## 2.4 养分浓度、内吸收率和氮磷比之间的相关性

由表 5 可见,成熟叶与衰老叶中的氮,以及成熟叶与衰老叶中的磷浓度在固氮树种中存在显著相关性,且氮的相关性( $r = 0.731$ )大于磷( $r = 0.623$ ),而在非固氮树种中的相关性不显著( $P > 0.05$ );与此相反,成熟叶中的氮和磷之间以及衰老叶中氮和磷之间则在非固氮树种中呈显著正相关,而在固氮树种中无显著相关性( $P > 0.05$ )。由于养分内吸收率越高,衰老叶中的养分含量越低,因而衰老叶中

表 4 不同林分类型叶片中氮、磷内吸收率 %

TABLE 4 N and P resorption efficiency of leaves in different forest types

林分类型		$RE_N$	$RE_P$
纯林	木麻黄	61.63 ± 1.68 bc	58.20 ± 1.66 e
	厚荚相思	73.79 ± 1.70 ab	92.80 ± 0.80 a
	刚果桉	80.36 ± 5.48 a	75.35 ± 3.72 bcd
	湿地松	83.57 ± 2.70 a	80.29 ± 4.15 abc
混交林	木麻黄	41.17 ± 4.98 d	72.63 ± 3.35 cd
	厚荚相思	64.62 ± 0.48 bc	88.96 ± 0.99 ab
	木麻黄	63.28 ± 5.19 bc	66.81 ± 4.90 cde
	刚果桉	61.38 ± 12.11 bc	62.68 ± 6.20 de
	木麻黄	57.92 ± 1.22 c	78.34 ± 3.44 bc
	湿地松	41.83 ± 7.16 d	54.91 ± 16.51 e
	厚荚相思	64.57 ± 4.35 bc	89.38 ± 1.71 ab
	刚果桉	82.44 ± 0.60 a	75.66 ± 2.11 bcd

注:  $RE_N$  为氮内吸收率,  $RE_P$  为磷内吸收率;同一栏不同的字母表示显著性差异。

的养分含量与养分内吸收率呈显著负相关,而成熟叶中的养分状况与养分内吸收率之间的相关性较弱。对于成熟叶中的氮磷比与养分内吸收率之间的关系,在固氮树种中呈显著正相关,非固氮树种中无显著相关性。虽然氮与磷内吸收率之间都存在显著正相关,但在非固氮树种中的相关性更显著。

表 5 不同林分类型成熟叶和衰老叶养分浓度、内吸收率和氮磷比之间的相关性

TABLE 5 Inter- and intraspecific correlations among nutrient concentrations, nutrient resorption and N:P ratio of mature and senescent leaves in different forest types

$y-x$	固氮树种			非固氮树种		
	方程	$r$	$P$	方程	$r$	$P$
$N_m-N_s$	$y = 2.021x + 5.528$	0.731	< 0.001	$y = 0.612x + 12.028$	0.138	0.623
$P_m-P_s$	$y = 1.123x + 0.737$	0.623	< 0.01	$y = 0.756x + 0.64$	0.281	0.311
$N_m-P_m$	$y = 9.85x + 13.788$	0.423	0.056	$y = 21.925x - 3.653$	0.756	< 0.001
$N_s-P_s$	$y = -0.097x + 81908$	0.006	0.978	$y = 121335x + 0.1765$	0.1700	< 0.01
$N_m-RE_N$	$y = 0.294x + 51542$	0.1383	0.1087	$y = 0.212x - 0.1531$	0.1645	< 0.01
$P_m-RE_P$	$y = 0.004x + 11276$	-0.1144	0.1535	$y = 0.008x + 0.1229$	0.1507	0.1054
$N_s-RE_N$	$y = -0.094x + 141647$	-0.1340	0.1132	$y = 0.044x + 61743$	-0.1593	< 0.05
$P_s-RE_P$	$y = -0.012x + 11165$	-0.1840	< 0.001	$y = -0.004x + 0.1514$	-0.1645	< 0.01
$N_m P_m-RE_N$	$y = 0.341x + 41438$	0.1436	< 0.05	$y = 0.123x + 81524$	0.1465	0.1081
$N_m P_m-RE_P$	$y = 0.418x - 71451$	0.1680	< 0.01	$y = 0.072x + 121038$	0.1187	0.1505
$N_m P_m-N_s P_s$	$y = 0.16x + 151047$	0.1822	< 0.001	$y = 0.119x + 151205$	0.1115	0.1682
$RE_N-RE_P$	$y = 0.351x + 331569$	0.1446	< 0.05	$y = 11.099x - 61741$	0.1746	< 0.01

注:  $N_m$  和  $N_s$  分别为成熟叶和衰老叶中的氮浓度;  $P_m$  和  $P_s$  分别为成熟叶和衰老叶中的磷浓度。

## 3 讨 论

本研究表明,固氮树种叶片中的氮、磷含量高于非固氮树种。这说明,固氮树种通过固氮效应,提高了土壤中氮的有效性,从而使叶片中的氮含量高于非固氮树种,而氮有效性的提高也促进了对磷的吸收。除了厚荚相思与刚果桉的混交林外,与纯林相比,混交林成熟叶中的养分含量较低。这一方面是

由于,混交林通常较纯林的生物量高<sup>[24]</sup>,从而稀释了叶片中的养分浓度;另一方面,生物量的升高使林分的郁闭度增加,树冠内的光照强度降低,从而引起光合速率的下降,与光合作用所需酶的合成有关的养分含量也就随之降低<sup>[25]</sup>。衰老叶中的养分含量则相反,混交林与纯林相比,氮、磷含量都有不同程度的升高。Killingbeck<sup>[13]</sup>提出养分内吸收程度的概念,衰老叶中氮降低到 0.17% 以下表示氮的完全内

吸收; 落叶植物衰老叶中磷降低到 0.05% 以下, 常绿植物衰老叶中磷降低到 0.04% 以下表示磷的完全内吸收。在本研究中, 固氮树种表现为氮的不完全内吸收, 非固氮树种表现为氮的完全内吸收, 但除了木麻黄纯林之外, 其他林分衰老叶中磷的含量基本都在 0.04% 以下, 表现为磷的完全内吸收。因此, 自身的固氮效应降低了木麻黄和厚荚相思对氮内吸收的依赖, 但对磷的内吸收程度依然相当高。

不同林分类型叶片中的氮磷比几乎都高于 14, 大部分高于 16, 这说明相对于氮来说, 这些立地条件上的林分都存在不同程度的磷缺乏。在不同林分类型中, 固氮树种叶片中的氮磷比都高于非固氮树种, 同为固氮树种, 厚荚相思高于木麻黄。与纯林相比, 木麻黄与其他 3 种树种的混交能够显著改善土壤中的养分状况<sup>[26]</sup>, 但与我们所预测的不同, 除了厚荚相思与刚果桉混交后它们叶片中的氮磷比显著升高外, 与固氮树种的混交并没有使非固氮树种叶片中的氮磷比显著升高, 而是与纯林差别不显著, 这可能是由于混交林在改善土壤氮有效性的同时, 在更大程度上改善了磷的有效性。

不同物种的养分内吸收率差别很大, 植物叶片 5% ~ 80% 的氮内吸收率和 0~ 95% 的磷内吸收率均有报道<sup>[10]</sup>。且大部分林分中叶片的磷内吸收率高于氮内吸收率。氮和磷的平均内吸收率分别为 50% 和 52%<sup>[12]</sup>, 而本文中大部分林分类型的养分内吸收率都显著较高。这可能是由于滨海沙地中的养分有效性较低, 促进了养分内吸收率的增加, 尤其对于木麻黄来说, 地上和地下凋落物的分解率都很低<sup>[28-29]</sup>, 加之在凋落物分解过程中有一部分养分通过淋溶等过程从群落中流失, 导致土壤中养分有效性降低, 因此通过内吸获得养分显得尤为重要。在本研究中, 混交林显著改善了林地的营养条件, 使得混交林中叶片的养分内吸收率低于纯林。在 4 种纯林中, 固氮树种氮内吸收率低于非固氮树种, 这是由于混交林和固氮树种有效的改善了林地的养分状况, 树木能够从土壤中吸收更多的养分, 从而降低了叶片中的养分内吸收率。一般固氮树种磷比氮的内吸收率高, 而对于非固氮树种, 氮和磷的内吸收率都比较高。这再次说明, 贫瘠的立地条件促进了养分内吸收, 木麻黄和厚荚相思通过固氮效应降低了从衰老叶片吸收养分的量, 因为养分内吸收的过程也是需要消耗能量的<sup>[29]</sup>, 而磷则只能从土壤中吸收得到, 土壤中的磷缺乏就提高了磷的内吸收率。湿地松和木麻黄同为常绿树种, 但湿地松的氮内吸收率最高, 木麻黄最低。有研究表明, 叶片生长期长的物种, 如常绿乔木和灌木, 通常具有高的养分内吸收率

以降低养分损失<sup>[30]</sup>。然而, 也有许多研究表明<sup>[7, 10, 31]</sup>, 不同生长型之间的养分内吸收率没有差别。因此, 除了与叶片的生命周期有关之外, 还可能与树种生长的立地条件、植物的生长特性(固氮和非固氮)等因素有关。

对各变量之间进行相关分析表明, 它们的相关性在固氮树种和非固氮树种之间存在互补性, 即在固氮树种中有(没有)而在非固氮树种中没有(有)相关性, 表明固氮树种和非固氮树种在养分的利用方面存在差异。固氮树种成熟叶与衰老叶中的氮, 以及成熟叶与衰老叶中的磷浓度存在显著的相关关系, 且氮的相关性大于磷。这表明, 成熟叶中的氮、磷在叶片衰老之后发生了相似程度的内吸收, 而非固氮树种成熟叶与衰老叶中的氮、磷浓度却不存在显著的相关关系。相反, 成熟叶中的氮和磷之间, 以及衰老叶中的氮和磷之间在固氮树种中没有相关关系, 而在非固氮树种中表现为显著正相关。非固氮树种成熟叶中的氮、磷浓度分别与氮内吸收率和磷内吸收率存在显著正相关, 但衰老叶中的氮、磷浓度分别与氮内吸收率和磷内吸收率存在显著负相关, 这与前人的研究结果相似<sup>[25, 32]</sup>。表明养分含量是影响养分内吸收率的重要因素<sup>[31]</sup>, 成熟叶中较高的养分含量有助于提高养分的内吸收率, 从而导致衰老叶中的养分含量较低<sup>[32]</sup>。

不同的树种具有不同的营养利用策略, 有些物种叶片中养分含量较低而内吸收率较高; 相反, 有些物种叶片中养分含量很高, 但内吸收率较低, 前者适合在贫瘠的立地条件下造林<sup>[30]</sup>。在本研究的 4 种纯林中, 湿地松叶片中的养分含量最低, 而内吸收率很高, 其次是刚果桉。由于桉树是一种潜在入侵物种, 在养分利用方面也具有一定的竞争优势, 在选择造林树种时应慎用。因此从养分利用的角度, 在选择沿海防护林造林树种时, 应优先考虑类似湿地松/营养保存型 0 的本土树种与木麻黄混交, 以丰富造林树种, 从而促进沿海防护林的可持续经营。

## 参 考 文 献

- [1] KILLINGBECK K T. The terminological jungle revisited: Making a case for use of the term resorption [J]. *Oikos*, 1986, 46(2): 263-264.
- [2] AERTS R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? [J]. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [3] KILLINGBECK K T. Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency [J]. *Ecology*, 1996, 77(6): 1 716-1 727.
- [4] VAN HEERWAARDEN L M, TOET S, AERTS R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(6): 1 060-1 070.

- [ 5 ] AERIS R, CORNELISSEN J H C, VAN LOGTESTIJN R S P, *et al.* Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland [J]. *Oecologia*, 2007, 151(1): 132-139.
- [ 6 ] 曾德慧, 陈广生, 陈伏生, 等. 不同林龄樟子松叶片养分含量及其再吸收效率 [J]. 林业科学, 2005, 41(5): 21-27.
- [ 7 ] AERIS R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands [J]. *Oecologia*, 1990, 84(3): 391-397.
- [ 8 ] MAY J D, KILLINGBECK K T. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics [J]. *Ecology*, 1992, 73(5): 1868-1878.
- [ 9 ] SANTA REGINA I, RICO M, RAPP M, *et al.* Seasonal variation in nutrient concentration in leaves and branches of *Quercus pyrenaica* [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(5): 651-654.
- [ 10 ] AERIS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns [J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [ 11 ] VENTERINK H O, WASSEN M J, VERKROOST A W M, *et al.* Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands [J]. *Ecology*, 2003, 84(8): 2191-2199.
- [ 12 ] GUSEWELL S, KOERSELMAN M. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2002, 5(1): 37-61.
- [ 13 ] TESSIER J T, RAYNAL D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [ 14 ] KOIDE R T, DICKIE I A, GOFF M D. Phosphorus deficiency, plant growth and the phosphorus efficiency index [J]. *Functional Ecology*, 1999, 13(5): 733-736.
- [ 15 ] LAL C B, ANNAPURNA C, RAGHUBANSHI A S, *et al.* Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment [J]. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 2001, 79(9): 1066-1075.
- [ 16 ] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 等. 杨树主要营养元素内循环及外循环研究Ⅰ: 落叶前后各部位养分浓度及养分贮量变化 [J]. 应用生态学报, 1992, 3(4): 296-301.
- [ 17 ] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 等. 杨树主要营养元素内循环及外循环研究Ⅱ: 落叶前后养分在植株体内外的迁移和循环 [J]. 应用生态学报, 1993, 4(1): 27-31.
- [ 18 ] 陈欣, 宇万太, 张璐, 等. 不同施肥杨树主要营养元素内外循环比较研究Ⅰ: 施肥对落叶前后杨树叶片营养元素浓度及贮量的影响 [J]. 应用生态学报, 1995, 6(4): 346-348.
- [ 19 ] 宇万太, 陈欣, 张璐, 等. 不同施肥杨树主要营养元素内外循环比较研究Ⅱ: 施肥对杨树生物量及落叶前后 N 内外循环的影响 [J]. 应用生态学报, 1995, 6(4): 341-345.
- [ 20 ] 徐福余, 王力华, 李培芝, 等. 若干北方落叶树木叶片养分的内外迁移Ⅰ: 浓度和含量的变化 [J]. 应用生态学报, 1997, 8(1): 1-6.
- [ 21 ] 何维明, 张新时. 沙地柏对毛乌素沙地 3 种生境中养分资源的反应 [J]. 林业科学, 2002, 38(5): 1-6.
- [ 22 ] 华南热带作物研究院. 用比色法测定橡胶样品氮含量 [J]. 热带作物科技通讯, 1974(5): 12-13.
- [ 23 ] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法 [M]. 北京: 科学出版社, 1984.
- [ 24 ] PARROTTA J A. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico [J]. *Forest Ecology and Management*, 1999, 124(1): 45-77.
- [ 25 ] TATENO R, KAWAGUCHI H. Differences in nitrogen use efficiency between leaves from canopy and subcanopy trees [J]. *Ecological Research*, 2002, 17(6): 695-704.
- [ 26 ] 游月娥. 木麻黄混交林防护效能和改土效果研究 [J]. 西北林学院学报, 2005, 20(4): 36-38.
- [ 27 ] GUSEWELL S. Nutrient resorption of wetland graminoids is related to the type of nutrient limitation [J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(2): 344-354.
- [ 28 ] 叶功富, 隆学武, 潘惠忠, 等. 木麻黄林的凋落物动态及其分解 [J]. 防护林科技, 1996(专辑): 30-34, 76.
- [ 29 ] 张立华, 叶功富, 林益明, 等. 滨海沙地木麻黄人工林细根的生产、分解及周转研究 [J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(1): 20-24.
- [ 30 ] HUANG J J, WANG X H, YAN E R. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 239(1-3): 150-158.
- [ 31 ] ECKSTEIN R L, KARLSSON P S, WEIH M. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate arctic regions [J]. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 177-189.
- [ 32 ] YUAN Z Y, LI L H, HAN X G, *et al.* Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China [J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(1): 191-202.
- [ 33 ] NORDELL K O, KARLSSON P S. Resorption of nitrogen and dry matter prior to leaf abscission: Variation among individuals, sites and years in the mountain birch [J]. *Functional Ecology*, 1995, 9: 326-333.

( )